

落羽杉属(杉科)叶表皮结构及气孔参数

1, 2, 4马清温<sup>1</sup>李凤兰<sup>3, 4</sup>李承森\*

<sup>1</sup>(北京林业大学生物科学与技术学院 北京 100083)

<sup>2</sup>(聊城大学生命科学学院 山东聊城 252059)

<sup>3</sup>(中国科学院植物研究所 北京 100093)

<sup>4</sup>(北京自然博物馆 北京 100050)

Leaf epidermal structure and stomatal parameters of the genus *Taxodium* (Taxodiaceae)

1, 2, 4MA Qing-Wen<sup>1</sup>LI Feng-Lan<sup>3, 4</sup>LI Cheng-Sen\*

<sup>1</sup>(College of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

<sup>2</sup>(College of Life Sciences, Liaocheng University, Liaocheng, Shandong 252059, China)

<sup>3</sup>(Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

<sup>4</sup>(Beijing Museum of Natural History, Beijing 100050, China)

**Abstract** The linear leaves of three species in the genus *Taxodium* Rich., *T. distichum* (L.) Rich., *T. ascendens* Brongn., and *T. mucronatum* Tenore., are amphistomatic or hypostomatic. Stomatal band comprises 4–8 lines of stomata on each side of the midvein on the abaxial surfaces of the leaves. The numbers of stomata are stable on the middle parts of the abaxial surfaces of the leaves, and decrease toward both tip and base of the leaves. On the adaxial surfaces the stomatal band comprises only 1–4 lines of stomata and sometimes no stomata were observed. In the non-stomata areas the epidermal cells are oblong and parallel to the long axis of leaves, and the anticlinal walls of epidermal cells are mostly straight or sometimes undulate. Epidermal cells on areas with stomata are polygonous. Stomatal apparatuses are oval, and the long axes of stomata are mostly perpendicular or oblique to the midvein. Guard cells have thickened walls, forming polar lamellae at the polar end. The stomatal density and index of *T. distichum*, *T. ascendens* and *T. mucronatum* exhibits significant differences. The stomatal density and index of *T. distichum* from different localities show no statistically significant differences. The coefficient of variability of the stomatal index is smaller than that of the stomatal density, suggesting that the stomatal index is more reliable than stomatal density when it is utilized to study the correlation between stomatal parameter and atmospheric CO<sub>2</sub> concentration.

**Key words** Taxodiaceae, *Taxodium*, epidermal structure, stomatal parameter.

**摘要** 落羽杉属*Taxodium* Rich.现存3种植物——落羽杉*T. distichum* (L.) Rich.、池杉*T. ascendens* Brongn.和墨西哥落羽杉*T. mucronatum* Tenore.的条形叶为双面气孔型或单面气孔型。叶片远轴面气孔分布于中脉两侧,每侧各有4–8列气孔。叶片中部气孔数量稳定,顶部和基部气孔数量比中部略少。近轴面气孔在中脉两侧各有1–4行,有时仅少数几个气孔或没有气孔分布。非气孔分布区内,表皮细胞长方形,细胞壁直或稍微呈波状,细胞长轴与叶片长轴一致。气孔分布区内的表皮细胞有时为多边形。气孔器椭圆形,长轴

2004-06-29 收稿, 2004-12-07 收修改稿。  
基金项目: 国家自然科学基金(30070056; 40302005; 30500034);中国科学院项目(KSCXZ-SW-101A; KZCX1-10-01) (Supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant Nos. 30070056, 40302005, 30500034) and the Projects of the Chinese Academy of Sciences (Grant Nos. KSCXZ-SW-101A; KZCX1-10-01)).  
\* 通讯作者(Author for correspondence).

与叶片长轴垂直或成一定的角度。保卫细胞壁加厚明显,极端联合形成极层结构。落羽杉属3种现生植物的气孔密度和气孔指数差异显著,不同采集地的落羽杉气孔密度和气孔指数差异不显著。这3种植物的气孔指数的变异系数均小于气孔密度的变异系数,用气孔指数指示大气CO<sub>2</sub>浓度比用气孔密度可靠。

关键词 杉科; 落羽杉属; 表皮结构; 气孔参数

杉科Taxodiaceae现生植物包括9个属,其中落羽杉属*Taxodium* Rich.分布于美国、墨西哥和危地马拉,是重要的子遗类群(Miller, 1977; Watson, 1993; 于永福, 1994)。落羽杉属现生植物包括落羽杉*T. distichum* (L.) Rich.、池杉*T. ascendens* Brongn.和墨西哥落羽杉*T. mucronatum* Tenore. 3种及多个栽培变种(Florin, 1963; Vasil & Sahni, 1964; Dallimore et al., 1967; 郑万钧,傅立国, 1978),有时也把池杉作为落羽杉的变种(Coladonato, 1992; 于永福, 1994)。落羽杉属植物在地质历史时期曾广泛分布于北半球(Chaney, 1951; Florin, 1963; Miller, 1977; 于永福, 1995)。晚第三纪全球气候变冷的趋势加剧,落羽杉属植物逐渐从高纬度地区消失,第四纪北半球冰盖的出现和影响促使该属植物在欧亚大陆全部消失(于永福, 1995),上新世退缩到目前在美国的区域,更新世前后散布到中美洲(Florin, 1963)。

杉科的红杉属*Sequoia* Endl.、水杉属*Metasequoia* Miki ex Hu & Cheng、水松属*Glyptostrobus* Endl.和落羽杉属植物所具有的条形叶和小枝的形态,以及叶片的排列比较相似(Chaney, 1951; De Laubenfels, 1953; Christophel, 1976; Serlin, 1982; 马清温,顾旗锋, 2000)。杉科的化石植物有时仅保存枝叶,而在缺乏生殖器官的情况下仅凭化石标本枝叶的形态难以区分这4个属(Aulenback & LePage, 1998)。植物的叶片角质层可以反映叶表皮特征,而角质层分析是古植物学研究的重要方法,表皮特征是鉴定化石植物的重要依据之一(Florin, 1931)。红杉属(Ma & Li, 2002)、水杉属(马清温,张金保, 2003)和水松属(Vickulin et al., 2003; Ma et al., 2004)的表皮特征已有专门的研究报道。落羽杉属植物的表皮特征虽有报道(Florin, 1931; Sveshnikova, 1963; 姚璧君,胡玉熹, 1982; Chaturvedi, 1993; Aulenback & LePage, 1998; Villar De Seoane, 1998),但是随着技术的发展仍然有继续研究的必要。本文利用光学和扫描电子显微镜研究了来自美国和中国的落羽杉、来自中国的池杉和墨西哥落羽杉的表皮结构,并进一步分析了气孔参数的稳定性和落羽杉属植物自然产地的环境因子,旨在为利用气孔参数指示大气CO<sub>2</sub>浓度和特有种气候分析法定量恢复古环境提供资料。

## 1 材料和方法

落羽杉采自美国华盛顿和中国南京,池杉和墨西哥落羽杉采自中国南京,标本存放在北京林业大学标本馆(BJFC)(表1)。选取完整叶片,叶尖向前,近轴面向上,用双面刀片轻划右侧叶缘,便于分开和区分叶片近轴面和远轴面的角质层。将划过的叶片放入等量冰醋酸和过氧化氢的混合液中,60℃水浴2-3 h,清水漂洗至中性。用解剖针分开叶片近轴面和远轴面的角质层,用小毛笔刷去叶肉及纤维,甘油封片,光学显微镜(Olympus BX50)观察并照相。将上述方法得到的角质层内表面朝上或朝下分别粘在样品台上,真空镀膜,扫描电子显微镜(Hitachi S570)下观察并照相。

测量非气孔区的表皮细胞以计算表皮细胞的大小,气孔的大小包括2个保卫细胞和中间的开口。分别测量表皮细胞和气孔的长和宽,并计算长宽比,用平均数±标准差表示。气孔密度和气孔指数根据叶片中部远轴面气孔分布区内0.3 mm×0.5 mm范围内的气孔个数和表皮细胞数得出。气孔密度换算为每mm<sup>2</sup>内的气孔个数。气孔指数=100 × 气孔个数/(气孔个数+表皮细胞数)。气孔密度和气孔指数用平均数±标准差表示。表皮细胞和气孔的大小和长宽比以及气孔密度和气孔指数的值分别利用双侧*t*检验(SPSS 10.0 for Windows)分析3种植物之间和不同产地落羽杉之间的差异显著性(*P*>0.05时,差异不显著,*P*<0.05时,差异显著)。气孔密度和气孔指数的变异幅度用变异系数 (变异系数=标准差/平均数)表示。

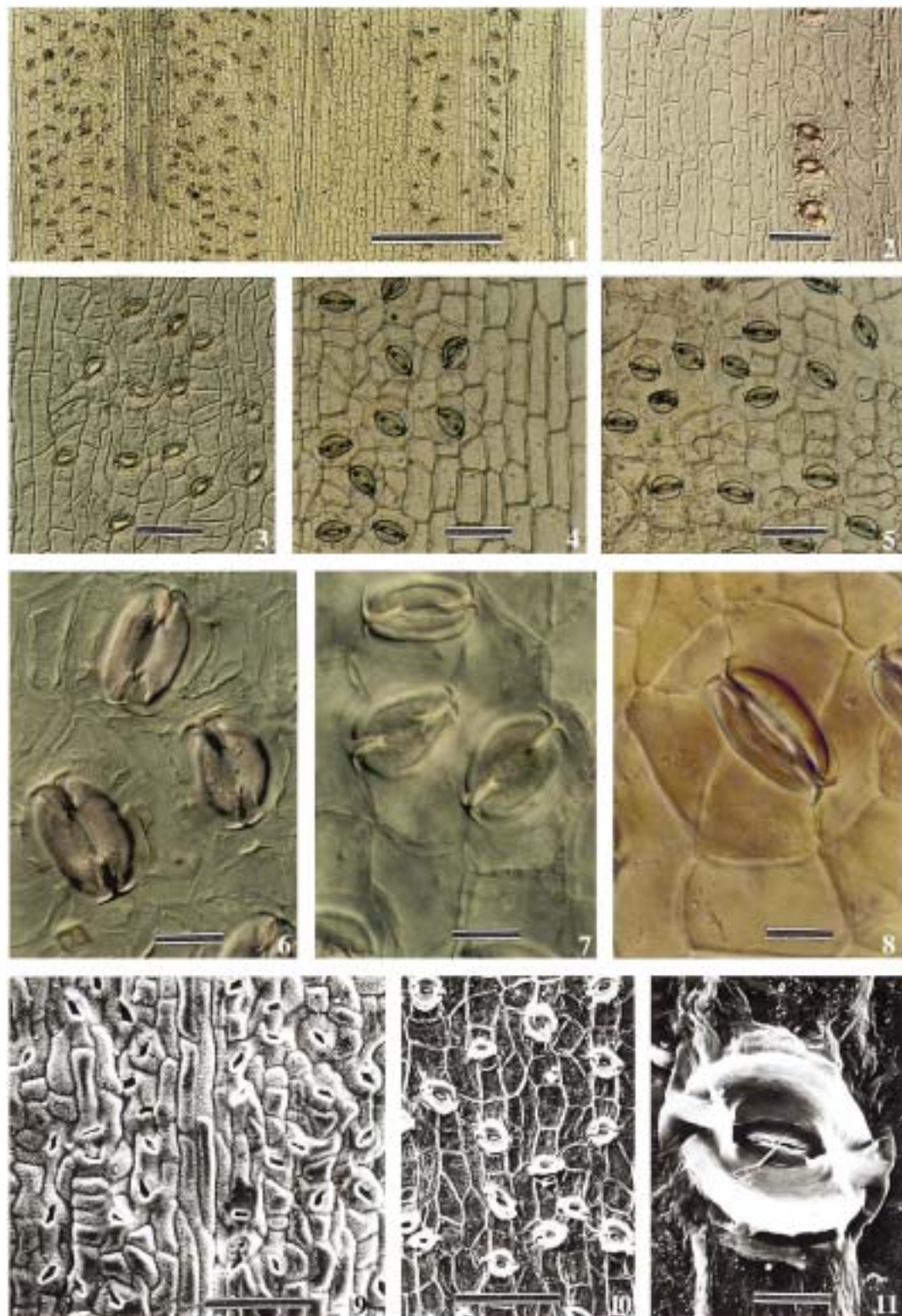
表 1 材料来源  
Table 1 Source of materials

种名 Species	采集地 Locality	凭证标本 Voucher
落羽杉 <i>Taxodium distichum</i> (L.) Rich.	美国华盛顿 Washington DC., U.S.A.	李承森 (C. S. Li) 410011 (BJFC)
	江苏南京 Nanjing, Jiangsu, China	马清温 (Q. W. Ma) 410012 (BJFC)
池杉 <i>T. ascendens</i> Brongn.	江苏南京 Nanjing, Jiangsu, China	马清温 (Q. W. Ma) 420011 (BJFC)
墨西哥落羽杉 <i>T. mucronatum</i> Tenore.	江苏南京 Nanjing, Jiangsu, China	马清温 (Q. W. Ma) 430011 (BJFC)

2 实验结果

落羽杉、池杉和墨西哥落羽杉的条形叶远轴面和近轴面表皮细胞的特征一致(图1-5)。非气孔分布区内,表皮细胞排成规则的纵向行列,细胞长方形,细胞长轴与叶片长轴一致。落羽杉和池杉表皮细胞壁直或微呈波状,墨西哥落羽杉表皮细胞壁直(图1-4)。不同产地的落羽杉(华盛顿与南京)表皮细胞大小和长宽比没有显著性差异(表2,3)。落羽杉属3种植物的表皮细胞长度没有显著性差异,细胞的宽度有显著性差异。墨西哥落羽杉表皮细胞的宽度最大,落羽杉表皮细胞的宽度次之,池杉表皮细胞的宽度最小。池杉和墨西哥落羽杉表皮细胞的长宽比有显著性差异,3种植物中池杉表皮细胞的长宽比最大,墨西哥落羽杉最小(表2,3)。气孔分布区内表皮细胞的形状有时为多边形,细胞长轴多数与叶片长轴平行,有时细胞变得扁平,长轴与中脉垂直。气孔密集处的表皮细胞较小,形状变化不规则(图1,3-5)。

落羽杉属3种植物的条形叶为双面气孔型或单面气孔型,气孔的数量和分布在叶片近轴面和远轴面不同(图1-5,9,10)。叶片远轴面的气孔分布于中脉两侧,每侧各有4-8列气孔,形成纵向的气孔带。叶片中部气孔数量稳定,顶部和基部气孔数量比中部略少(图1,3,5,10)。不同叶片的远轴面之间气孔的数量和分布没有明显的变化。近轴面气孔数量比远轴面少,中脉两侧各有1-4行,有时整个叶片的近轴面仅少数几个气孔或没有气孔分布(图1,2,4,9)。不同叶片的近轴面之间气孔数量和分布变化明显。



落羽杉属3种植物的气孔器椭圆形,长轴方向与叶片长轴垂直或成一定的角度(多数大于45°)(图1-5,9,10)。保卫细胞下陷,肾形,细胞壁加厚明显。保卫细胞的极端联合,细胞壁向极部延长并向两侧弯曲,形成极层结构(图6-8,10,11)。副卫细胞4-6个,细胞壁增厚不明显(图8)。

不同产地的落羽杉(华盛顿与南京)气孔的长度没有显著性差异,而气孔的宽度和长宽比有显著性差异(表2,3)。采自华盛顿的落羽杉的气孔宽度比采自南京的落羽杉的气孔宽,长宽比小于采自南京的落羽杉。落羽杉属3种植物气孔的长宽比没有显著性差异,气孔大小一般有显著性差异,但落羽杉与池杉的气孔长度没有显著性差异,落羽杉与墨西哥落羽杉的气孔宽度没有显著性差异(表3)。

采自华盛顿和南京的落羽杉气孔密度和气孔指数差异不显著,落羽杉和池杉的气孔密度和气孔指数差异显著,墨西哥落羽杉和池杉以及和落羽杉的气孔密度和气孔指数差异显著(表2,3)。落羽杉属植物的气孔密度的变异系数均大于气孔指数的变异系数(图12)。

表 2 落羽杉属植物表皮细胞和气孔的大小及气孔参数  
Table 2 Size of epidermal cells and stomata and stomatal parameters of *Taxodium*

	表皮细胞 Epidermal cell			气孔 Stomata				
	长 Length	宽 Width	长/宽 Length/ width	长 Length	宽 Width	长/宽 Length/ width	密度 Density	指数 Index
落羽杉(华盛顿) <i>Taxodium distichum</i> (from Washington DC)	78.0 ± 19.6	23.2 ± 3.6	3.5 ± 1.4	42.5 ± 2.9	29.2 ± 4.0	1.5 ± 0.2	176 ± 24	20.6 ± 2.1
落羽杉(南京) <i>T. distichum</i> (from Nanjing)	87.4 ± 18.1	27.4 ± 5.2	3.3 ± 0.9	40.7 ± 4.3	24.0 ± 2.5	1.7 ± 0.2	182 ± 26	21.0 ± 2.3
池杉 <i>T. ascendens</i>	79.1 ± 13.6	21.9 ± 3.1	3.7 ± 1.0	40.0 ± 2.8	24.8 ± 2.4	1.6 ± 0.1	192 ± 23	20.2 ± 2.2
墨西哥落羽杉 <i>T. mucronatum</i>	87.7 ± 15.7	31.2 ± 4.5	2.9 ± 0.8	45.5 ± 2.6	27.4 ± 2.8	1.7 ± 0.2	147 ± 18	18.1 ± 1.9

←

图 1-11 落羽杉属植物的叶片角质层(图 9-11 为扫描电镜下的照片) 1. 池杉叶片中部的角质层,左侧部分为远轴面,右侧部分为近轴面。2. 落羽杉(华盛顿)叶片的近轴面。3. 落羽杉(南京)叶片的远轴面。4. 墨西哥落羽杉叶片中部的近轴面。5. 墨西哥落羽杉叶片中部的远轴面。6. 落羽杉(华盛顿)叶片的远轴面。7. 池杉叶片的远轴面气孔。8. 墨西哥落羽杉叶片的远轴面气孔。9. 池杉叶片的近轴面。10, 11. 落羽杉(华盛顿)叶片远轴面的角质层内面观。11. 图 10 的放大。  
Figs. 1-11. Leaf epidermis in *Taxodium* (Figs. 9-11, SEM photographs). 1. Leaf epidermis of middle part in *T. ascendens*. Left side of the figure is the abaxial surface; right side of the figure is the adaxial surface. 2. Epidermis of the adaxial surface of leaf in *T. distichum* collected from USA. 3. Epidermis of the abaxial surface of leaf in *T. distichum* collected from Nanjing. 4. Epidermis of middle part of the adaxial surface of leaf in *T. mucronatum*. 5. Epidermis of middle part of the abaxial surface of leaf in *T. mucronatum*. 6. Stomata of the abaxial surface of leaf in *T. distichum* collected from USA. 7. Stomata of the abaxial surface of leaf in *T. ascendens*. 8. Stomata of the abaxial surface of leaf in *T. mucronatum*. 9. Epidermis of the adaxial surface of leaf in *T. ascendens*. 10, 11. Stomata of inner surface of the adaxial surface of leaf in *T. distichum* collected from USA. 11. Enlargement of Fig. 10.  
Scale bar: 1, 400 μm; 2-5, 80 μm; 6-8, 20 μm; 9, 10, 100 μm; 11, 14 μm.

表 3 落羽杉属植物表皮细胞和气孔的大小以及气孔参数的差异显著性分析  
Table 3 Test of statistically significant differences in epidermal cells and stomata of *Taxodium*

	表皮细胞 Epidermal cell			气孔 Stomata				
	长 Length	宽 Width	长/宽 Length/ width	长 Length	宽 Width	长/宽 Length/ width	密度 Density	指数 Index
不同产地的落羽杉(华盛顿与南京) <i>T. distichum</i> from Washington DC and Nanjing	$P > 0.05$	$P > 0.05$	$P > 0.05$	$P > 0.05$	$P < 0.05$	$P < 0.05$	$P > 0.05$	$P > 0.05$
落羽杉与池杉 <i>T. distichum</i> and <i>T. ascendens</i>	$P > 0.05$	$P < 0.05$	$P > 0.05$	$P > 0.05$	$P < 0.05$	$P > 0.05$	$P < 0.05$	$P < 0.05$
落羽杉与墨西哥落羽杉 <i>T. distichum</i> and <i>T. mucronatum</i>	$P > 0.05$	$P < 0.05$	$P > 0.05$	$P < 0.05$	$P > 0.05$	$P > 0.05$	$P < 0.05$	$P < 0.05$
池杉与墨西哥落羽杉 <i>T. ascendens</i> and <i>T. mucronatum</i>	$P > 0.05$	$P < 0.05$	$P < 0.05$	$P < 0.05$	$P < 0.05$	$P > 0.05$	$P < 0.05$	$P < 0.05$

3 讨论

墨西哥落羽杉和落羽杉及池杉在生殖结构上的主要区别是墨西哥落羽杉大孢子叶的尖端为针状(Deardorff, 1976),落羽杉和池杉在生殖结构上相似(Watson, 1993)。落羽杉、池杉和墨西哥落羽杉在枝叶的形态、生长环境、分布范围和物候学上存在差别(Radford et al., 1968; Coladonato, 1992; Watson, 1993)。落羽杉、池杉和墨西哥落羽杉的条形叶螺旋状互生或有时近对生,叶片基部下延。落羽杉的小枝排成2列,一般水平伸展。叶片排列较疏,与小枝轴的夹角较大,基部扭转排成2列,呈羽状。池杉的小枝不成2列,一般向上伸展。叶片与小枝轴的夹角较小,基部不收缩,排列成多数行列。墨西哥落羽杉的小枝一般下垂,不成2列。叶片排列紧密,基部扭转排成2列,呈羽状。落羽杉和池杉为落叶植物,墨西哥落羽杉为半常绿植物。墨西哥落羽杉的条形叶着生的小枝在秋季不规则脱落,鳞形叶和冬芽着生的小枝不脱落,这是由于干旱以及低温等环境因素造成的结果,与季节变化无关(Vasil & Sahni, 1964; Watson, 1993; Sullivan, 1994)。落羽杉和墨西哥落羽杉在形态学特征上有时呈现过渡性。例如,野生池杉叶片接近于鳞形,紧贴小枝轴排成几列。栽培和快速生长的池杉经常产生排成2列的,很像落羽杉的叶片(Radford et al., 1968)。

落羽杉和池杉的表皮细胞壁有时稍微弯曲,墨西哥落羽杉表皮细胞壁直。落羽杉属3种植物的表皮细胞宽度有显著性差异,墨西哥落羽杉最大,落羽杉次之,池杉最小。表皮细胞的长宽比则池杉最大,墨西哥落羽杉最小(表2)。3种植物的气孔长宽比没有显著性差异,但墨西哥落羽杉的气孔最大,池杉的气孔最小。池杉的气孔密度最大,墨西哥落羽杉的气孔密度最小(表2,3)。

有报道认为落羽杉(Chaturvedi, 1993)和墨西哥落羽杉(Villar De Seoane, 1998)为双面气孔型,也有报道认为落羽杉、池杉和墨西哥落羽杉3种植物的气孔仅分布在叶片远轴面(姚璧君,胡玉熏, 1982)。根据本文的观察,落羽杉属3种植物的叶片既有双面气孔型又有单面气孔型,但多数叶片是双面气孔型,且叶片远轴面的气孔数量明显比近轴面的多。落羽杉

属植物条形叶近轴面气孔分布的变异程度高,与红杉属(Ma & Li, 2002)、水杉属(马清温,张金保, 2003)和水松属(Ma et al., 2004)的条形叶近轴面的气孔分布情况类似。落羽杉属植物气孔长轴的排列方向比较稳定,气孔长轴垂直于叶片长轴或斜向排列,与以往的大多数报道(Florin, 1931; Sveshnikova, 1963; Chaturvedi, 1993; Villar De Seoane, 1998)相符。尽管有报道认为落羽杉属植物表皮气孔长轴方向在叶面上排列不规则,但图片显示其气孔长轴主要为斜向或垂直于叶片长轴(Aulenback & LePage, 1998)。

松柏类植物的保卫细胞壁增厚明显(Florin, 1931),增厚的细胞壁在化学处理过程中容易被溶解(Boulter, 1970)。本文观察到落羽杉属3种植物表皮保卫细胞壁增厚情况一致,都明显增厚,但是表皮细胞和副卫细胞不增厚,与前人报道的落羽杉和墨西哥落羽杉的保卫细胞壁增厚相一致(Chaturvedi, 1993; Villar De Seoane, 1998);也有报道认为墨西哥落羽杉的副卫细胞木质化程度比表皮细胞明显(Villar De Seoane, 1998)。可能是由于处理的原因,也有的研究结果没有保留保卫细胞及其增厚的结构(Sveshnikova, 1963)。

红杉属、水杉属、水松属和落羽杉属植物小枝和叶片的形态以及排列相似(马清温,顾锋旗,2000),这4属植物在中生代晚期和第三纪广泛分布于北半球(Chaney, 1951; Florin, 1963; Miller, 1977; 于永福,1995),并普遍存在条形叶(De Laubenfels, 1953; Serlin, 1982)。由于很多化石植物标本没有保存生殖结构,表皮的结构成为区分这些形态特征近似属的关键特征之一。水杉属与红杉属条形叶的形态特征相似,叶片基部下延部分明显,偏斜沿茎延伸(Ma & Li, 2002; 马清温,李承森, 2002),但是水杉属叶片基部变窄形成小叶柄,以及多数表皮细胞壁明显弯曲与红杉属不同(马清温,张金保, 2003)。水松属和落羽杉属植物的条形叶基部下延部分不明显,平行沿茎延伸,可以与水杉属和红杉属植物分开(马清温,顾锋旗, 2000)。水松属和落羽杉属植物的条形叶形态特征极其相似,有人甚至认为二者不能区分(Chandrasekharam, 1974; Christophel, 1976)。根据表皮的特征可以区分水松属和落羽杉属植物,水松属植物叶片的多数气孔器长轴与叶片长轴平行(Vickulin et al., 2003; Ma et al., 2004),而落羽杉属植物叶片的多数气孔器长轴与叶片长轴垂直或斜向排列。鉴定为落羽杉属的很多化石植物标本是根据营养器官特征,缺少表皮结构的支持。晚白垩世的 *Taxodium wallisii* Aulenback et LePage保留了表皮的结构,条形叶为双面气孔型,气孔长轴排列方向与落羽杉属现生植物一致,但是保卫细胞脱落(Aulenback & LePage, 1998)。根据对现生植物的研究,落羽杉属内种间的表皮特征差别较小,同时环境因素对落羽杉表皮结

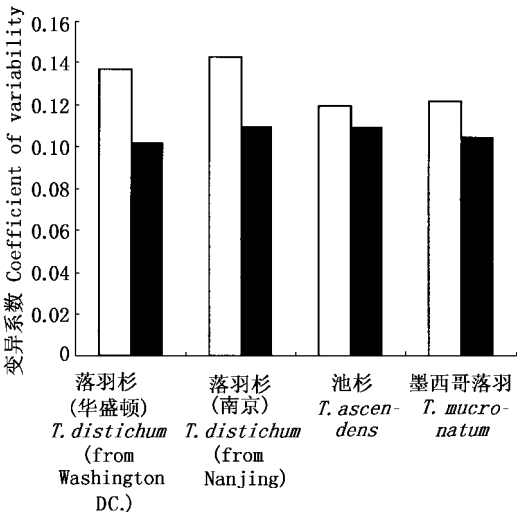


图 12 落羽杉属植物气孔参数的变异系数(□表示气孔密度的变异系数,■表示气孔指数的变异系数)  
Fig. 12. The coefficient of variabilities (CV) of stomatal parameters in *Taxodium* (□ CV of stomatal density, ■ CV of stomatal index).



构的影响较大,利用表皮结构特征鉴定落羽杉属内种间的植物标本时受到一定的限制。

现生植物的生存环境可以为同一植物类群内的化石植物的生存环境提供有用的信息(李承森等, 2001)。杉科植物目前主要分布在亚洲、北美和澳大利亚的温带地区,通常指示降雨量高,气候温暖湿润,没有霜冻侵害的环境(Page, 1990; Figueiral et al., 1999)。落羽杉属植物通常生长在非常湿润的河床、沼泽或浅塘边,耐水淹,也有一定的抗干旱能力(Coladonato, 1992; Sullivan, 1994)。落羽杉属植物原产地年平均温度为14.1-22.2 °C,可以忍耐霜冻,但低温下不能繁殖,在温暖的环境下生长良好(汪企明等, 1995; Figueiral et al., 1999)。落羽杉属植物是土壤含水量丰富环境中的典型植物类群,通常指示温暖湿润的气候。

很多植物的气孔参数与大气CO<sub>2</sub>浓度有负相关关系,可以利用这些植物的气孔参数指示大气CO<sub>2</sub>浓度的变化(Woodward, 1987; 孙启高等, 1998)。落羽杉属3种植物气孔密度和气孔指数有显著性差异,这种差异可能是由于遗传因素或环境因素造成的。两个采集地的落羽杉气孔密度和气孔指数没有显著性差异,说明两地不同的环境因素对落羽杉的气孔参数影响较小。落羽杉属植物气孔指数的变异系数普遍小于气孔密度的变异系数,说明气孔指数比较稳定,在利用气孔参数指示大气CO<sub>2</sub>浓度的研究工作中,气孔指数比气孔密度可靠。

致谢 论文完成过程中得到山东聊城大学生物系李强、邓冬梅和朱昱莘同学的帮助,在此表示诚挚的谢意。

## 参 考 文 献

- Aulénback K R, LePage B A. 1998. *Taxodium wallisii* sp. nov.: First occurrence of *Taxodium* from the Upper Cretaceous. International Journal of Plant Science 159: 367-390.
- Boulter M C. 1970. Lignified guard cell thickenings in the leaves of some modern and fossil species of Taxodiaceae (Gymnospermae). Biological Journal of the Linnean Society 2: 41-46.
- Chandrasekharan A. 1974. Megafossil flora from the Genesee Locality, Alberta, Canada. Palaeontographica B 147: 1-41.
- Chaney R W. 1951. A revision of fossil *Sequoia* and *Taxodium* in Western North America based on the recent discovery of *Metasequoia*. Transactions of the American Philosophical Society 40: 171-263.
- Chaturvedi S. 1993. Morphological, cuticular and anatomical studies of some members of Taxodiaceae. Bionature 13: 127-131.
- Cheng W-C (郑万钧), Fu L-K (傅立国). 1978. Taxodiaceae. In: Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Beijing: Science Press. 7: 281-312.
- Christophel D C. 1976. Fossil floras of the Smoky Tower Locality, Alberta, Canada. Palaeontographica B 157: 1-43.
- Coladonato M. 1992. *Taxodium distichum*. In: Fire Effects Information System [Online]. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fire Sciences Laboratory (Producer). Available: <http://www.fs.fed.us/database/feis>. [2004, March 21]
- Dallimore W, Jackson A B, Harrison S G. 1967. A Handbook of Coniferae and Ginkgoaceae. 4th ed. New York: St. Martin's Press. 19: 729.
- De Laubenfels D J. 1953. The external morphology of coniferous leaves. Phytomorphology 3: 1-20.
- Deardorff D. 1976. Plant portraits: Montezuma cypress. Lasca Leaves 26 (3): 79-81.
- Figueiral I, Mosbrugger V, Rowe N P, Ashraf A R, Utescher T, Jones T P. 1999. The Miocene peat-forming vegetation of northwestern Germany: an analysis of wood remains and comparison with previous palynological interpretations. Review of Palaeobotany and Palynology 104: 239-266.
- Florin R. 1931. Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales. Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar 10: 1-588.
- Florin R. 1963. The distribution of conifer and taxad genera in time and space. Acta Horti Bergiani 20 (4): 121-311.



- Li C-S (李承森), Wang Y-F (王宇飞), Sun Q-G (孙启高). 2001. Climate analysis of endemic species——A novel method for quantitative analysis of global climate change since Tertiary. *Acta Botanica Sinica* (植物学报) 43: 217-220.
- Ma Q-W (马清温), Gu F-Q (顾锋旗). 2000. Comparative studies on morphological features of some genera in Taxodiaceae. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报) 17 (Special issue): 161-164.
- Ma Q W, Li C S. 2002. Epidermal structures of *Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl. (Taxodiaceae). *Taiwania* 47 (3): 194-202.
- Ma Q-W (马清温), Li C-S (李承森). 2002. Characteristics of reference in classifying fossil plants of genera *Metasequoia* and *Sequoia* by epidermal features. *Journal of Wuhan Botanical Research* (武汉植物学研究) 20: 413-416.
- Ma Q W, Li C S, Li F L, Vickulin S V. 2004. Epidermal structures and stomatal parameters of Chinese endemic *Glyptostrobus pensilis* K. Koch (Taxodiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 146: 153-162.
- Ma Q-W (马清温), Zhang J-B (张金保). 2003. Epidermal structures of *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng (Taxodiaceae). *Bulletin of Botanical Research* (植物研究) 23: 32-35.
- Miller C N. 1977. Mesozoic conifers. *Botanical Review* 43: 217-280.
- Page C N. 1990. Taxodiaceae. In: Kramer K U, Green P S eds. *Pteridophytes and Gymnosperms*. Berlin: Springer-Verlag. 353-361.
- Radford A E, Ahles H E, Bell C R. 1968. *Manual of the Vascular Flora of the Carolinas*. Chapel Hill: University of North Carolina Press. 1183.
- Serlin B S. 1982. An Early Cretaceous fossil flora from northwest Texas: its composition and implications. *Palaeontographica B* 182: 52-86.
- Sullivan J. 1994. *Taxodium mucronatum*. In: Fire Effects Information System [Online]. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fire Sciences Laboratory (Producer). Available: <http://www.fs.fed.us/database/feis>. [2004, March 22]
- Sun Q-G (孙启高), Chen L-Q (陈立群), Li C-S (李承森). 1998. Impact of changing atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations over the Phanerozoic on stomatal parameters of vascular land plants. *Chinese Science Bulletin* (科学通报) 43: 2478-2482.
- Sveshnikova I N. 1963. Atlas and a key for the identification of the living and fossil Sciadopityaceae and Taxodiaceae based on the structure of the leaf epidermis. *Paleobotany* 4: 207-237.
- Vasil V, Sahni R A. 1964. Morphology and embryology of *Taxodium mucronatum* Tenore. *Phytomorphology* 14: 369-384.
- Vickulin S V, Ma Q W, Zhilin S G, Li C S. 2003. On cuticle compressions of *Glyptostrobus europaeus* (Taxodiaceae) from Kaydagul Formation (Lower Miocene) of the Central Kazakhstan. *Acta Botanica Sinica* 45: 673-680.
- Villar De Seoane L. 1998. Comparative study of extent and fossil conifer leaves from the Baquero Formation (Lower Cretaceous), Santa Cruz Province, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology* 99: 247-263.
- Wang Q-M (汪企明), Jiang Z-P (江泽平), Lü X-S (吕祥生), Zhang J-F (张继凡), Lu K-J (鲁开基), Sun Y-Z (孙永召), Guo S-X (郭士祥), Wu M-J (吴孟军), Lu X-A (陆兴安). 1995. Studies on the variation of provenances and families in genus *Taxodium*: introduction to the genus. *Journal of Jiangsu Forestry Science & Technology* (江苏林业科技) 22 (2): 14-18.
- Watson F D. 1993. Taxodiaceae. In: *Flora of North America* Editorial Committee ed. *Flora of North America North of Mexico*. Vol. 2. Oxford: Oxford University Press.
- Woodward F I. 1987. Stomatal numbers are sensitive to increases in CO<sub>2</sub> from pre-industrial level. *Nature* 327: 617-618.
- Yao B-J (姚璧君), Hu Y-S (胡玉熹). 1982. Comparative anatomy of conifer leaves. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报) 20: 275-294.
- Yu Y-F (于永福). 1994. Taxonomic studies on the family Taxodiaceae. *Bulletin of Botanical Research* (植物研究) 14: 369-382.
- Yu Y-F (于永福). 1995. Origin, evolution and distribution of the Taxodiaceae. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报) 33: 362-389.